

马尾松组培苗对氮素形态的生长响应

王胤, 姚瑞玲*

(广西壮族自治区林业科学研究院, 广西南宁 530002)

摘要: 马尾松属高氮需求树种, 然而在苗木培育中马尾松对氮素, 尤其是不同形态氮素的需求尚不明确。该文以马尾松组培苗为试验材料, 采用基质培养方法, 针对硝态氮、铵态氮两种氮素形态均分别设置了 2、4、8、16 mmol·L⁻¹ 4 个处理, 以不添加氮素为对照, 对苗木的高径生长、根构型参数(总根长、总表面积、总体积、平均直径和根尖数)以及生物量的变化进行了分析。结果表明: 在 2~8 mmol·L⁻¹ 硝态氮处理下, 除根冠比外, 苗高、地径、根构型参数、生物量均不低于对照, 其中以 2 mmol·L⁻¹ 水平下苗木生长效果最好, 苗高、地径、根构型参数、生物量均高于对照, 而在 16 mmol·L⁻¹ 硝态氮处理下, 苗高、总根长与根尖数低于对照; 在 2~16 mmol·L⁻¹ 供试范围内, 铵态氮处理下的苗木根冠比小于对照, 但其苗高、地径、根构型参数、生物量均不低于对照, 整体上以 4 mmol·L⁻¹ 处理下的苗木生长表现最佳; 在任一供氮水平, 除根冠比和 2 mmol·L⁻¹ 处理下的根总表面积与根尖数在两种氮素形态间无明显差异外, 铵态氮处理下的苗木生长情况显著优于硝态氮处理, 这说明马尾松组培苗偏好于吸收利用铵态氮。本研究初步认为, 外施硝态、铵态两种氮素均能促进马尾松组培苗生长, 但需控制在适宜浓度范围内, 其中以 2 mmol·L⁻¹ 硝态氮和 4 mmol·L⁻¹ 铵态氮处理效果较佳。高浓度硝态氮会抑制苗木高度及根系发育, 且在相同施肥水平下, 对苗木生长的促进效果多弱于铵态氮。因此, 今后为达到培育优质壮苗和提高肥效、减少肥害的目的, 可考虑使用铵态氮肥。

关键词: 马尾松, 组培苗, 氮素形态, 氮素水平, 苗木生长
中图分类号: S722.8 文献标识码: A



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Growth responses of tissue cultured seedlings in *Pinus massoniana* Lamb. to nitrogen forms

WANG Yin, YAO Ruiling*

(Guangxi Forestry Research Institute, Nan'ning 530002, China)

Abstract: It is difficult to realize industrialized production of tissue cultured seedlings in *Pinus massoniana* due to poor quality and cultivation cycle of seedlings. Nitrogen (N) directly affects seedling growth, resulting in the improvement of seedling growth following the regulation of N supplementation. Four N levels, i.e. 2, 4, 8 and 16 mmol·L⁻¹ were respectively set for each of two N

收稿日期: 2019-11-18

基金项目: 广西科技计划项目(2017GXNSFAA198037, 桂科 AD17195078, 2018GXNSFDA281020, 桂科 AA17204087-1); 国家自然科学基金项目(31960311, 31360178); 广西林业科技项目(桂林科学[2016]第 13 号) [Supported by the Science and Technology Plan of Guangxi (2017GXNSFAA198037, AD17195078, 2018GXNSFDA281020, AA17204087-1), the National Natural Science Foundation of China grant (31960311, 31360178); the Science and Technology Project of Guangxi Forestry Bureau ([2016]13)].

作者简介: 王胤(1978-), 男, 贵州黔西县人, 硕士, 高级工程师, 主要从事松树育种与栽培研究, (E-mail) jullyudi@163.com.

Fund:

*通信作者: 姚瑞玲, 博士, 研究员, 主要从事林木生理及松树组培快繁技术研究, (E-mail) jullyudi@163.com.

forms (nitrate N, NO_3^- -N; ammonium N, NH_4^+ -N), and no N supply was used as the control using the matrix culture method. Variations for growth of plant height and basal diameter, root configuration parameters (total root length, total surface area, total volume, average diameter and the total number of root tip), and biomass of tissue cultured seedlings of *P. massoniana* were investigated exposed to N treatments. Results showed that under the treatment of 2 to 8 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NO_3^- -N, plant height (H), basal diameter (D), root configuration parameters (RC) and biomass (B) were not lower than that under the control except for ratios of root to shoot biomass (RRS), and the best growth performance of seedlings was observed at the 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, where H, D, RC and B were higher than that at the control. However, H, total root length (RL) and number of root tips (NR) were lower under the treatment of 16 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NO_3^- -N compared with the control. In the range of 2 to 16 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ tested levels, NH_4^+ -N supply caused the reduced RRS, while H, D, RC and B were not decreased in comparison to the control without NH_4^+ -N addition. In general, the optimized growth results were investigated at the 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ of NH_4^+ -N. There was no significant difference in RRS between NO_3^- -N and NH_4^+ -N within a N supply level, while the growth of seedlings was better under NH_4^+ -N treatment than that under NO_3^- -N treatment, except for the observed similar values of total root surface area (RS) and NR between NO_3^- -N and NH_4^+ -N treatments at 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ level. This indicated that *P. massoniana* preferred to absorb and utilize NH_4^+ -N. It was initially concluded that the application of exogenous NO_3^- -N and NH_4^+ -N were all able to promote growth of tissue cultured seedlings in *P. massoniana* on the assumption of controlling the applied concentration of N at optimal level, and the best promotive effects of N on seedling growth were found at 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ level for NO_3^- -N and 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ level for NH_4^+ -N, respectively. High supply level of NO_3^- -N was prohibitive to the development of shoot and root. Furthermore, the promotive of NO_3^- -N to seedling growth was weaker in contrast with that of NH_4^+ -N in the case of equal fertilization level. Hence, the application of NH_4^+ -N fertilizer should be considered in the future cultivation of *P. massoniana* seedlings.

Key words: *Pinus massoniana*, tissue cultured seedlings, nitrogen forms, nitrogen levels, seedling growth

马尾松 (*Pinus massoniana*) 属松科松属, 广泛分布于秦岭、淮河以南, 是我国南方生态建设和脂材两用的主要造林树种, 其利用价值高, 用途广泛, 推广应用前景广阔 (周政贤, 2000)。马尾松育种周期长, 加之近年来种子园母树老化, 良种匮乏, 林分遗传分化差异大, 人工林生产力整体不高, 行业竞争力弱, 限制了当前马尾松产业的发展 (姚瑞玲和王胤, 2015)。良种壮苗是实现速生、丰产、优质、高抗人工林高效集约经营的前提与保障 (丁贵杰等, 2005)。利用无性快繁技术进行良种产业化, 是推动马尾松产业快速发展的有效途径。在前期研究中, 笔者以马尾松优良种质为繁殖材料, 通过组培快繁技术, 实现了马尾松组培苗的生产与应用 (姚瑞玲和王胤, 2015)。但受培育苗木质量、育苗周期等影响, 育苗成本偏高, 阻碍了马尾松组培育苗工厂化进程, 而通过科学施肥提高苗木质量, 是解决上述问题的关键。

氮在植物光合、呼吸与氨基酸、蛋白质的生物合成等生理代谢活动中起重要作用, 是植物生长发育过程中必不可少的重要元素 (陶爽等, 2017)。植物生长对氮的需求较大, 调控氮素供给量可对植物生长、叶片形态、根系构型和生物量分配产生不同程度影响 (Niinemets et al., 2002; 崔纪菡等, 2017)。自然界中的氮素分为有机氮和无机氮, 其中可供植物吸收利用的无机氮主要以硝态氮 (NO_3^- -N) 和铵态氮 (NH_4^+ -N) 两种形态存在。植物品种不同, 对不同氮素形态吸收利用的选择性

和偏好性也不同（崔雪梅等，2015；史婵等，2016）。马尾松属高氮需求树种，从以往有关马尾松施肥方面的报道来看，大多侧重于施肥技术对马尾松生长的影响（秦国峰等，2000；卢立华等，2004；湛红辉等，2012；杨石清，1996；曾熾冰，2016），且施用氮肥多以尿素为主，而有关苗木培育中马尾松对不同形态氮素的选择与偏好性尚不明确。鉴于此，该文以国家级马尾松优良地理种源桐棉松为研究对象，应用通过优树茎芽离体组培技术繁育的组培苗为试验材料，研究不同氮素形态（ NO_3^- -N、 NH_4^+ -N）对其苗木生长、根构型参数、生物量积累等方面的影响，以期揭示马尾松组培苗生长对不同形态氮素的吸收利用特征，为马尾松良种壮苗的标准化、规模化培育以及科学施肥提供试验依据。

1 材料和方法

1.1 材料来源

在广西壮族自治区国有派阳山林场桐棉松优良林分内，按优势木对比法选择生长良好、干形通直、无病虫害的优良单株，采集当年新抽芽条回苗圃进行嫁接。嫁接成活后，截顶促萌，取半木质化嫩茎为外植体按 Wang & Yao (2017) 的方法进行组培苗培育。待生根瓶苗在自然条件下炼苗 2 周后，移入装有蛭石和珍珠岩按 1:1 配制的基质、规格为 4 cm × 6 cm 的无纺布育苗袋中培育 1 个月。2018 年 6 月选择生长情况和培育时间基本一致的组培苗，轻轻剥去育苗袋，用去离子水冲洗干净根部基质后，移植入规格为 10 cm × 15 cm 大无纺布育苗袋，育苗袋中基质同前。待苗木完全恢复生长，于 2018 年 8 月开始试验。

1.2 试验设计

试验在广西壮族自治区林业科学研究院生物所苗圃进行，采用完全随机区组设计。根据不同氮素形态（ NO_3^- -N、 NH_4^+ -N）分别设置 2、4、8、16 mmol·L⁻¹ 4 个供氮水平，以不添加氮素（0 mmol·L⁻¹）的营养液为对照（CK），每个处理 6 株苗木，重复 3 次。浇灌营养液采用改良 Hoagland 配方配制，其中， NO_3^- 由 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 提供， NH_4^+ 由 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 提供； K^+ 由 KH_2PO_4 和 K_2SO_4 提供； PO_4^{3-} 由 KH_2PO_4 提供； Ca^{2+} 由 CaCl_2 提供； Mg^{2+} 由 MgSO_4 提供。pH 值调到 5.5 左右，为防止 NH_4^+ 硝化，在 NH_4^+ 处理的营养液中加入 7 μmol·L⁻¹ 的硝化抑制剂（ $\text{C}_2\text{H}_4\text{N}_4$ ）。每隔 15 d 浇灌 1 次营养液，每株苗木浇 150 mL。整个试验期到 2018 年 12 月结束，共浇灌营养液 10 次。试验期内除施肥外，苗木其余管理与常规生产相同。

1.3 指标测定

用直尺测量苗高，游标卡尺测量地径，沿基质表面剪取苗木地上部分称取鲜重，用水浸泡和冲洗干净育苗袋中基质获得苗木根系，再用吸水纸和纱布吸干根系表面水分后称量根系鲜重。利用 Microtek ScanMaker 9700XL 扫描仪获取根系图像，同时用万深 LA-S 植物根系分析系统对总根长、总表面积、总体积、平均直径和根尖数进行定量分析。将苗木地上部分和根系分别装入信封，放入 105 °C 烘箱中杀青 30 min 后再在 75 °C 下持续烘干 48 h 至恒重，分别称量地上部分和根系干重。根

冠比为根系干重与地上部分干重之商。

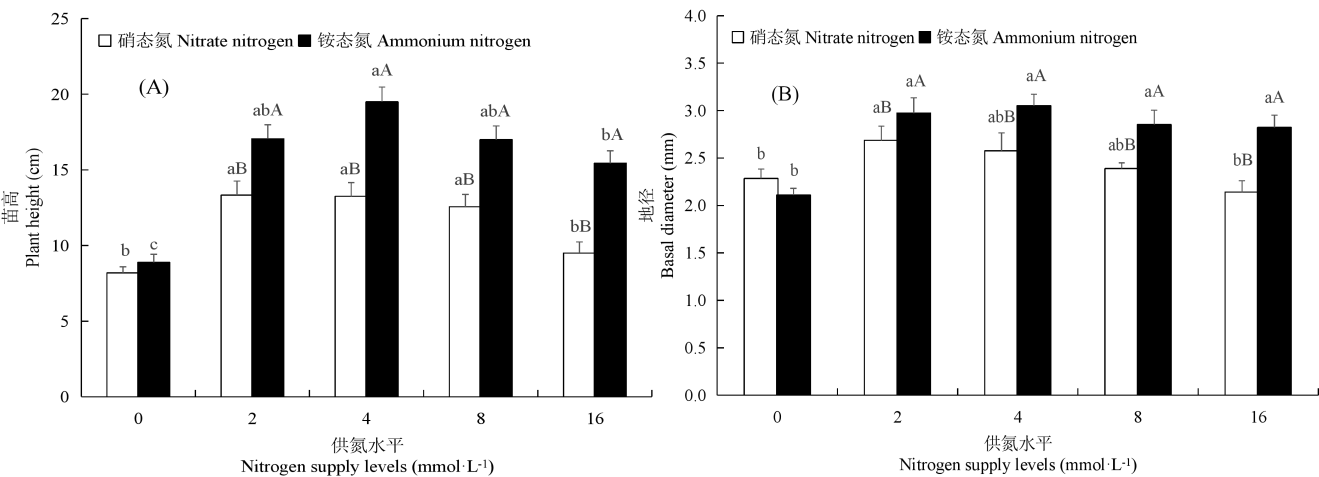
1.4 数据处理

利用 WPS 软件进行数据整理和作图，采用 IBM SPSS Statistics 25 分析软件对测定数据进行方差分析，差异显著性采用 *t*-test 和 Duncan’s test ($P < 0.05$) 进行检验。

2 结果与分析

2.1 氮素形态对苗木高径生长的影响

从图 1：A 可以看出，与对照（CK）相比，外施 2~8 mmol·L⁻¹ 硝态氮，苗高生长量显著提升，而在 16 mmol·L⁻¹ 硝态氮处理下苗高无明显变化，但在 2~16 mmol·L⁻¹ 铵态氮处理下苗高均大于 CK，其中以 4 mmol·L⁻¹ 铵态氮处理下的苗木最高。从氮素形态对苗高生长的影响来看，在任一供氮水平下，铵态氮处理下的苗高均大于硝态氮。这说明，相较硝态氮，施用铵态氮对苗高生长的促进效果更为明显。



大写字母表示同一供氮水平两种氮素形态间差异显著 (*t*-test, $P < 0.05$)，小写字母表示同一氮素形态不同供氮水平间差异显著 (Duncan’s test, $P < 0.05$)，下同。

the upper case letters indicate significant differences between different nitrogen forms within a nitrogen supply level ($P < 0.05$), and the lower case letters indicate significant differences among different nitrogen supply levels within a nitrogen form ($P < 0.05$). the same below.

图 1 氮素形态对马尾松组培苗高径生长的影响

Fig.1 Effects of nitrogen forms on plant height and basal diameter growth of tissue cultured seedlings in *Pinus massoniana*

N 素形态对苗木地径生长量影响差异显著 (图 1：B)。与 CK 相比，2 mmol·L⁻¹ 硝态氮处理下苗木地径明显增加、4~16 mmol·L⁻¹ 硝态氮处理下地径无明显变化，而在 2~16 mmol·L⁻¹ 铵态氮处理下，苗木地径较对照增加了 33.8%~44.6%。从 N 素形态对地径影响来看，任一供氮水平仍以铵态氮处理下苗木地径值大。综合苗高生长变化结果来看，外施硝态氮、铵态氮水平分别以 2 mmol·L⁻¹ 和 4mmol·L⁻¹ 为宜，且铵态氮的效果优于硝态氮。

2.2 氮素形态对苗木根构型的影响

通过外施硝态、铵态氮肥试验观察结果表明，苗木根系的总长度、总表面积、总体积、根尖数及平均直径等根构型参数均以低供氮水平处理下较为理想。其中，在硝态氮处理下，以 2 mmol·L⁻¹ 处理的根构型参数值最大，而在铵态氮处理下，以 4 mmol·L⁻¹ 处理的根构型参数值最优（表 1）。与 CK 相比，供试氮素水平为 2~16 mmol·L⁻¹ 浓度范围内，铵态氮处理下根构型参数值均不低于对照，但在 16 mmol·L⁻¹ 硝态氮处理下，总根长、根尖数较对照分别降低了 23.6%和 7.3%。这说明，高浓度硝态氮对苗木根系发育具有抑制性。在相同供氮水平，除 2 mmol·L⁻¹ 处理下，两种氮素形态处理间根总表面积和根尖数无明显差异外，在 4~16 mmol·L⁻¹ 处理下，铵态氮处理的苗木根构型参数值均大于硝态氮处理。这说明，铵态氮对促进马尾松组培苗根系生长发育更为有利。

表 1 氮素形态对马尾松组培苗根构型参数的影响

Table 1 Effects of nitrogen forms on root configuration parameters of tissue cultured seedlings in *Pinus massoniana*

氮素形态 Nitrogen forms	根构型参数 Root configuration parameters	水平 Supply levels (mmol·L ⁻¹)				
		0	2	4	8	16
NO ₃ ⁻ -N	总根长 Total root length (cm)	475.38±16.36bA	558.46±29.18aB	521.20±24.89aB	486.87±18.69bB	363.10±16.71cB
	总表面积 Total surface area (cm ²)	233.50±13.28bA	290.25±19.06aA	248.94±12.71bB	242.16±16.72bB	220.66±11.03bB
	总体积 Total volume (cm ³)	41.25±1.38bA	44.71±3.91aB	43.27±3.30aB	41.28±2.49bB	40.99±1.62bB
	平均直径 Average diameter (mm)	0.85±0.06bA	0.95±0.09aB	0.91±0.05abB	0.87±0.07bB	0.83±0.07bB
	根尖数 Number of root tips	1307.50±31.37cA	1588.50±68.29aA	1504.83±43.62aB	1430.33±32.01bB	1212.67±26.38dB
	总根长 Total root length (cm)	529.80±13.10bA	620.48±18.23aA	643.58±14.68aA	551.20±17.23bA	531.65±19.58bA
	总表面积 Total surface area (cm ²)	242.92±15.22bA	320.41±17.67aA	361.43±17.29aA	281.06±15.86bA	274.58±10.04bA
NH ₄ ⁺ -N	总体积 Total volume (cm ³)	40.62±1.73bA	50.72±2.38aA	53.45±3.69aA	43.58±2.19bA	43.31±1.28bA
	平均直径 Average diameter (mm)	0.83±0.03cA	1.09±0.06aA	1.11±0.06aA	0.99±0.05bA	0.97±0.02bA
	根尖数 Number of root tips	1357.67±29.30cA	1596.17±45.09bA	1836.83±59.90aA	1614.50±48.03bA	1461.33±38.61cA
	总根长 Total root length (cm)	529.80±13.10bA	620.48±18.23aA	643.58±14.68aA	551.20±17.23bA	531.65±19.58bA

2.3 氮素形态对苗木生物量的影响

与未施氮对照处理相比，外施硝态、铵态氮肥后，苗木地上生物量、根系生物量、总生物量以及根冠比均发生了明显的变化（表 2，图 2）。从硝态氮处理来看，苗木地上、根系及总的生物量在 2~8 mmol·L⁻¹ 浓度范围内均大于对照，在 16 mmol·L⁻¹ 水平时无明显变化，而根冠比在 2~16 mmol·L⁻¹ 供试范围内均小于对照。类似地，在 2~16 mmol·L⁻¹ 范围内，铵态氮处理下的苗木根冠比也低于对

chinaXiv:202003.00010v1

照，但其苗木地上、根系及总的生物量均大于对照。相对而言，从施用的最适浓度来看，硝态、铵态氮仍分别为 2 mmol·L⁻¹ 和 4 mmol·L⁻¹。根据两种氮素形态间生物量差异分析结果可以看出，苗木地上、根系及总的生物量均以铵态氮处理下的大，而两者间根冠比无明显差异。这些结果表明，外施硝态、铵态氮能有效促进苗木生物量，尤其是地上生物量的累积，且以铵态氮的效果较为明显。

表 2 氮素形态对马尾松组培苗生物量的影响
Table 2 Effects of nitrogen forms on biomass of tissue cultured seedlings in *Pinus massoniana*

氮素形态 Nitrogen forms	项目 Items	水平 Supply levels (mmol·L ⁻¹)				
		0	2	4	8	16
NO ₃ ⁻ -N	地上生物量 Above ground biomass (g·株 ⁻¹)	0.34±0.04bA	0.84±0.10aB	0.71±0.11aB	0.69±0.09aB	0.32±0.05bB
	根系生物量 Root biomass (g·株 ⁻¹)	0.18±0.02cA	0.35±0.06aB	0.24±0.03bB	0.22±0.03bB	0.10±0.01cB
	总生物量 Total biomass (g·株 ⁻¹)	0.52±0.06cA	1.19±0.16aB	0.95±0.14bB	0.91±0.12bB	0.42±0.04cB
	根冠比 Ratio of root to shoot	0.53±0.04aA	0.42±0.08bA	0.34±0.05cA	0.32±0.03cA	0.31±0.01cA
NH ₄ ⁺ -N	地上生物量 Above ground biomass (g·株 ⁻¹)	0.35±0.09cA	1.23±0.17bA	1.67±0.31aA	1.37±0.26bA	1.07±0.15bA
	根系生物量 Root biomass (g·株 ⁻¹)	0.20±0.03cA	0.47±0.05aA	0.53±0.03aA	0.39±0.02bA	0.29±0.06bA
	总生物量 Total biomass (g·株 ⁻¹)	0.55±0.12cA	1.70±0.22bA	2.20±0.34aA	1.76±0.28bA	1.36±0.21bA
	根冠比 Ratio of root to shoot	0.57±0.08aA	0.38±0.06bA	0.32±0.09bA	0.28±0.04cA	0.27±0.03cA

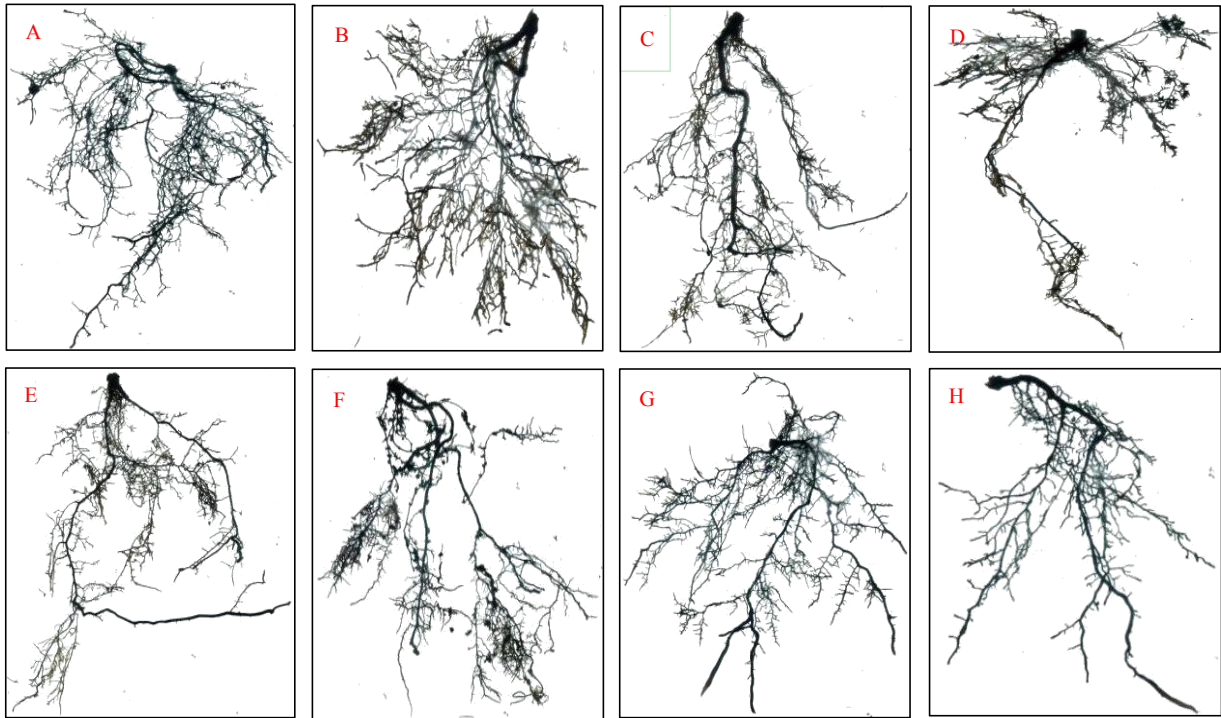


图2 2~16 mmol·L⁻¹ 铵态氮 (A-D) 和硝态氮 (E-H) 处理下马尾松组培苗根系形态

Fig.2 Root morphology of tissue cultured seedlings in *Pinus massoniana* under the treatment of 2 to 16 mmol·L⁻¹ NH₄⁺-N (A-D) or NO₃⁻-N (E-H)

3 讨论与结论

3.1 氮素形态对马尾松组培苗高径生长的影响

植物对氮素的需求量要高于磷和钾等元素，氮的可利用性对于提高植物的生产力具有决定性作用。自然界中氮素的利用效率主要由其在土壤中存在的形态所决定 (Von et al., 1997)，由于硝态氮 (NO₃⁻-N) 和铵态氮 (NH₄⁺-N) 二者形态上的差异，会对植物的吸收利用和生长发育产生不同的影响 (Ingestad, 1979)。因此，深入研究并揭示氮素形态对植物生长的作用，对提高肥料利用效率、增加森林生产力有着重要的科学价值 (张彦东和白尚斌, 2003)。大量学者对氮素与植物地上部分生长的相互关系开展了研究。唐瑜等 (2017) 研究发现，铵态氮能显著增加草石蚕株高和茎粗生长，其效果优于硝态氮；马检和樊卫国 (2016) 研究表明，铵态氮比硝态氮更能促进枇杷株高和基径的生长；在杜旭华和彭方仁 (2010) 对茶树的研究中也发现类似的结果；申丽霞和王璞 (2003) 发现在施氮量较大的情况下，铵态氮比硝态氮更容易被小麦吸收利用；而在氮素对马尾松苗木生长的影响研究中，曾熾冰等 (2016) 和刘双娥等 (2015) 发现，当氮素添加量超过一定程度时，显著降低了马尾松苗木地径和苗高的生长。该文结果与上述研究结果类似。在自然条件下，当土壤中矿质营养缺乏或者有效性较低时，林木的生长发育会受到限制，及时施用相应的营养元素会对苗木的生长表现出积极的促进作用。本试验在营养缺乏的育苗基质中 (CK) 添加适量的硝态 (2 mmol·L⁻¹)、铵态氮 (4 mmol·L⁻¹) 均显著促进了苗木高径生长，但氮素形态对苗木高径生长的影响显著。在 2~16 mmol·L⁻¹ 范围内任一供氮水平，施用铵态氮苗木的高径生长效果均优于施用硝态氮，这说明马尾

松组培苗对铵态氮有明显的选择偏好性。此外，值得一提的是，在高浓度（ $16\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ）硝态氮处理下，苗木高度显著低于未施氮处理，而该浓度铵态氮并未导致苗木生长量下降，这说明马尾松幼苗对硝态氮的耐受性较差。因频繁或高浓度过度施肥引起的肥害，在育苗生产中是极为常见的。因此，今后针对肥害引起苗木生长缓慢这一问题，可考虑减少硝态氮肥的用量。

3.2 氮素形态对马尾松组培苗根构型的影响

根系是植物连接土壤的重要器官，其构型决定了植物从土壤中吸收水分和养分的能力。由于土壤中养分、水分分布不均导致的异质性（Hodge, 2004; Forde, 2001），因此植物常通过调整根构型来提高对土壤中养分与水分的吸收能力（AL-Ghazi, 2003）。适当添加氮素能促进苗木根系的生长，进而增加根系与土壤的接触面积，促进对水分和养分的吸收（李生秀等, 1994; 王艳等, 2003）。本试验通过外施硝态、铵态氮后，根据对总根长、总表面积、总体积、平均直径和根尖数等马尾松组培苗根构型参数的变化分析发现，同于氮素对其高径生长的影响，即：一是在最适浓度范围内两种氮素均促进了根构建参数的调整，二是铵态氮促根效果优于硝态氮。说明，在相同供氮水平，铵态氮对马尾松组培苗根系生长的促进效果较硝态氮更为显著，这一结果与 Kou et al. (2015) 对湿地松和叶义全等 (2018) 对杉木幼苗的研究结果一致。多数情况下，自然界中的植物在低供氮水平下会将较多的光合产物应用于形成较大根系以增加植株对氮素的获取能力（Eghball & Jerry, 1993），而当氮素供应水平较高时，植物为维持地上部分和根系生长的功能平衡（邹娜等, 2012），植物根系生长将受到抑制（赵姣姣等, 2013; Britto & Kronzucher, 2002），根构型参数降低。本研究在 $16\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 硝态氮处理下，与未施氮对照相比，苗木总根长和根尖数明显降低，而在相同水平铵态氮处理，根构型参数均无任何变化。这进一步说明，马尾松组培苗对高浓度硝态氮的耐受能力较弱，在壮苗培育中需谨慎控制硝态氮的用量。

3.3 氮素形态对马尾松组培苗生物量的影响

氮在植物生长中起关键作用，当氮素成为限制其生长的主导因素时，外施氮素能有效促进其生物量的积累，但过高的施氮水平会导致植株生长减缓，生物量积累降低（WANG et al., 1998; 刘士玲等, 2019）。在本试验 $2\sim 16\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 供氮范围中，两种氮素形态均未导致马尾松组培苗生物量低于对照，但高浓度（ $8\sim 16\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ）施氮水平处理的生物量低于低水平（ $2\sim 4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ）处理（ NO_3^--N : $2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, NH_4^+-N : $4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ）。在相同供氮水平，铵态氮对马尾松组培苗生物量积累促进效果仍优于硝态氮，进一步揭示了马尾松组培苗对铵态氮吸收的选择偏好性。大量研究表明，植物具有对氮素选择吸收的特性，生长于酸性土壤的植物通常喜铵态氮，来自于中性或碱性土壤的植物喜硝态氮（崔雪梅等, 2015; 史婵等, 2016; Stadler & Gebauer, 1992），多数针叶树种对铵态氮的吸收能力强于硝态氮（张彦东和白尚斌, 2003）。我国马尾松分布区内土壤多为各种酸性基岩发育的酸性和微酸性土壤（周政贤, 2000），较低 pH 的土壤会抑制土壤的硝化作用（李辉信等, 2000）。因此，结合本试验结果可认为，在长期的进化过程中，马尾松形成了对铵态氮的吸收偏好，对铵态氮的吸收利用效率高于硝态氮。

根冠比是反映植物根系与地上部分干物质积累与分配情况的重要指标。本试验研究中，供氮处理的马尾松组培苗根冠比均小于对照，而在同一氮素处理中，无论是铵态或硝态氮，高供氮水平（8~16 mmol·L⁻¹）苗木根冠比均小于低供氮（2~4 mmol·L⁻¹）水平，但氮素形态对苗木根冠比大小没有影响。结合马尾松组培苗生物量观察结果，可以推测：外施 2~16 mmol·L⁻¹ 氮素具有促使马尾松组培苗调整地上与地下部分生长的作用，且这种作用表现为对地上部分生长的促进性大于对地下部分；同时，高水平供氮处理较低水平供氮处理的根冠比小，则暗示了高浓度氮素会导致马尾松组培苗根系生长量大幅下降。简言之，氮素对马尾松组培苗具有“促上抑下”的作用，这有待进一步通过 ¹⁵N 示踪法研究马尾松组培苗对氮素的吸收、利用特性来进行验证。

综上所述，科学、合理的施用氮肥，是实现马尾松壮苗培育的关键。以铵态氮为氮源有利地促进了马尾松组培苗生长，其总体效果优于硝态氮，因此在马尾松育苗生产实践中，可考虑施用适量的铵态氮肥料来进一步提高马尾松的育苗效率。此外，本试验中硝态氮处理起始浓度为 2 mmol·L⁻¹，试验苗木在该处理生长表现最好，是否马尾松组培苗在较低浓度硝态氮处理时会获得更好的生长效果，这有待进一步开展相关的试验研究。

参考文献：

- AL-GHAZI Y, MULLER B, PINLOCHE S, et al. , 2003. Temporal responses of arabidopsis root architecture to phosphate starvation: evidence for the environment of auxin signaling[J]. Plant Cell Environ, 26(7): 1053-1070.
- EGHBALL B., JERRY W, 1993. Maranville root development and nitrogen influx of corn genotypes grown under combined drought and N stress[J]. Agron J, 85: 147-152.
- BRITTO DT, Kronzucher H J, 2002. NH₄⁺ toxicity in higher plants: a critical review[J]. Aust J Plant Physiol, 159(6): 567.
- CHEN HH, DING GJ, WEN HH, et al. , 2012. Fertilization techniques for near-mature masson pine plantation[J]. Forest Resour Manage, 32(2): 106-110. [谌红辉, 丁贵杰, 温恒辉, 等, 2012. 马尾松近熟林施肥技术研究[J]. 林业资源管理, 32(2): 106-110.]
- CUI JH, ZHAO J, MENG J, et al. , 2017. Effect of ammonium nitrogen and nitrate nitrogen on the morphology and biomass of foxtail millet (*Setaria italic* L.)[J]. J Agric Sci Technol, 19(10): 66-72. [崔纪菡, 赵静, 孟建, 等, 2017. 铵态氮和硝态氮对谷子形态和生物量的影响研究[J]. 中国农业科技导报, 19(10): 66-72.]
- CUI XM, CHEN S, ZHANG AQ, 2015. Effects of nitrogen on seedling stage of rape[J]. Hubei Agric Sci, 54(13): 3101-3103. [崔雪梅, 陈莎, 章爱群, 2015. 氮形态对油菜苗期生长的影响[J]. 湖北农业科学, 54(13): 3101-3103.]
- DING GJ, ZHOU ZC, WANG ZR, et al. , 2005. Cultivation and utilization of masson pine pulp timber stand[M]. Beijing: China Forestry Press: 1-33. [丁贵杰, 周志春, 王章荣, 等, 2005. 马尾松纸浆用材林培育与利用[M]. 北京: 中国林业出版社: 1-33.]
- DU XH, PENG FR, 2010. Effect of inorganic nitrogen forms on growth and kinetics of ammonium and

- nitrate uptake in *Camellia sinensis* L.[J]. Acta Agron Sin, 36(2): 327-337. [杜旭华, 彭方仁, 2010. 无机氮素形态对茶树氮素吸收动力学特性及个体生长的影响[J]. 作物学报, 36(2): 327-337.]
- FORDE B, LORENZO H, 2001. The nutritional control of root development[J]. Plant Soil, 232: 51-68.
- HODGE A, 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients[J]. New Phytol, 162: 9-24.
- INGESTAD T, 1979. Mineral nutrient requirements of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. Physiol Plant, 45: 373-380.
- KOU L, GUO D, YANG H, 2015. Growth, morphological traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China[J]. Plant Soil, 391(1-2): 207-218.
- LI HX, HU F, LIU MQ, et al., 2000. Mineralization and nitrification of nitrogen in red soil[J]. Soil, 32(4): 194-197. [李辉信, 胡锋, 刘满强, 等, 2000. 红壤氮素的矿化和硝化作用特征[J]. 土壤, 32(4): 194-197.]
- LI SX, LI SQ, GAO YJ, et al., 1994. The mechanism and effects of N fertilization in increasing water use efficiency[J]. Agric Res Arid Area, 12(1): 38-46. [李生秀, 李世清, 高亚军, 等, 1994. 施用氮肥对提高旱地作物利用土壤水分的作用机理和效果[J]. 干旱地区农业研究, 12(1): 38-46.]
- LIU SL, CHEN L, YANG BG, et al., 2019. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on biomass allocation and root morphology of *Betula alnoides* clones[J]. J Nanjing Forest Univ (Nat Sci Edit), 43(5): 23-29. 刘士玲, 陈琳, 杨保国, 等. 氮磷施肥对西南桦无性系生物量分配和根系形态的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 43(5): 23-29.
- LIU SE, LI YY, FANG X, et al., 2015. Effects of the level and regime of nitrogen addition on seedling growth of four major tree species in subtropical China[J]. Chin J Plant Ecol, 39(10): 950-961. [刘双娥, 李义勇, 方熊, 等, 2015. 不同氮添加量和添加方式对南亚热带 4 个主要树种幼苗生长的影响[J]. 植物生态学报, 39(10): 950-961.]
- LU LH, CAI DX, HE RM, 2004. Synthetic analysis on the fertilization effects for young *Pinus massoniana* plantation[J]. Sci Sil Sin, 40(4): 99-105. [卢立华, 蔡道雄, 何日明, 2004. 马尾松幼林施肥效应综合分析[J]. 林业科学, 40(4): 99-105.]
- MA J, FAN WG, 2016. Effects of different ratios of nitrate and ammonium on the dynamic kinetic and growth for *Eriobotrya japonica* Lindl. seedlings[J]. Sci Agric Sin, 49(6): 1152-1162. [马检, 樊卫国, 2016. 不同配比的硝态氮和铵态氮对枇杷实生苗氮素吸收动力学及生长的影响[J]. 中国农业科学, 49(6): 1152-1162.]
- NIINEMETS U, CESCATTI A, LUKJANOVA A, 2002. Modification of light-acclimation of *Pinus sylvestris* shoot architecture by site fertility[J]. Agr Forest Meteorol, 111(2): 121-140.
- QIN GF, YAN ZW, CHEN GJ, et al., 2000. Effect of fertilization on *Pinus massoniana* forest[J]. J Zhejiang For Sci Technol, 20(1): 52-55. [秦国峰, 鄢振武, 陈高杰, 等, 2000. 马尾松施肥对林木生长效应[J]. 浙江林业科技, 20(1): 52-55.]
- SHEN LX, WANG P, 2003. Effect of nitrogen supply on yield and quality of high quality special wheat[J]. Crops, (3): 24-26. [申丽霞, 王璞, 2003. 氮素供应对优质专用小麦产量和品质的影响[J]. 作物杂志, (3): 24-26.]
- SHI C, YANG XQ, YAN HB, 2016. The effect of nitrogen and different ratios nitrogen forms on *Larix principis-rupprechtii* seed germination and seedling growth[J]. J Shanxi Agric Univ (Nat Sci Edit), 36(7): 495-499. [史婵, 杨秀清, 闫海冰, 2016. 氮素及其不同形态对比对华北落叶松种子萌发

- 及幼苗生长的影响[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 36(7): 495-499.]
- STADLER J, GEBAUER G, 1992. Nitrate reduction and nitrate content in ash trees (*Fraxinus excelsior*): distribution between compartments, site comparison and seasonal variation. *Trees*, 6: 236-240.
- TANG Y, YUAN Y, ZHANG CY, 2017. Effects of different n-form fertilizers on growth, yield and quality of *Stachys sieboldii*[J]. *Southwest China J Agric Sci*, 30(3): 634-638. [唐瑜, 苑媛, 张崇玉, 2017. 不同形态氮肥对草石蚕生长及产质量的影响[J]. 西南农业学报, 30(3): 634-638.]
- TAO S, HUA XY, WANG YN, et al., 2017. Research advance in effects of different nitrogen forms on growth and physiology of plants[J]. *Guizhou Agric Sci*, 45(2): 64-68. [陶爽, 华晓雨, 王英男, 等, 2017. 不同氮素形态对植物生长与生理影响的研究进展[J]. 贵州农业科学, 45(2): 64-68.]
- VON WIEN N, GAZZARRINI S, FROMMER WB, 1997. Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. *Plant Soil*, 196: 191-199.
- WANG JR, HAWKINS CDB, LETCHFORD T, 1998. Relative growth rate and biomass allocation of paper birch (*Betula papyrifera*) populations under different soil moisture and nutrient regimes[J]. *Can J Forest Res*, 28(1): 44-55.
- WANG Y, MI GH, CHEN FJ, et al., 2003. Genotypic differences in nitrogen uptake by maize inbred lines its relation to root morphology[J]. *Acta Ecol Sin*, 23(2): 297-302. [王艳, 米国华, 陈范骏, 等, 2003. 玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性[J]. 生态学报, 23(2): 297-302.]
- WANG Y, YAO RL, 2017. Plantlet regeneration of adult *Pinus massoniana* Lamb. trees using explants collected in March and thidiazuron in culture medium[J]. *J Forest Res*, 28(6): 1169-1175.
- YANG SQ, ZHANG YB, ZHOU HG, et al., 1996. A study on the effects of masson pine seedlings fertilization[J]. *J Fujian Coll Forest*, 16(3): 224-228. [杨石清, 张余炳, 周华光, 等, 1996. 马尾松苗木施肥效果研究[J]. 福建林学院学报, 16(3): 224-228.]
- YAO RL, WANG Y, 2015. First report on growth law and afforestation trial of tissue cultured seedlings in *Pinus massoniana*[J]. *J West China Forest Sci*, (44)6: 15-19. [姚瑞玲, 王胤, 2015. 马尾松组培苗木期生长规律及其造林试验初报[J]. 西部林业科学, (44)6: 15-19.]
- YE YQ, LUO HY, LI M, et al., 2018. Effects of nitrogen forms on lateral roots development and photosynthetic characteristics in leaves of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 38(11): 2036-2044. [叶义全, 罗红艳, 李茂, 等, 2018. 氮素形态对杉木幼苗侧根生长和叶片光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 38(11): 2036-2044.]
- ZENG YB, ZHOU YC, ZHANG W, et al., 2016. Response of superior provenance of *Pinus massoniana* to N fertilizer[J]. *Guizhou Forest Sci Technol*, 44(1): 1-8. [曾熾冰, 周运超, 张伟, 等, 2016. 马尾松优良种源对 N 肥的响应[J]. 贵州林业科技, 44(1): 1-8.]
- ZHANG YD, BAI SB, 2003. Effects of nitrogen forms on nutrient uptake and growth of trees[J]. *Chin J Appl Ecol*, 14(11): 2044-2047. [张彦东, 白尚斌, 2003. 氮素形态对树木养分吸收和生长的影响[J]. 应用生态学报, 14(11): 2044-2047.]
- ZHAO JJ, LIU WK, YANG QC, 2013. Effects of nitrogen levels and forms on the growth and physiological parameters of *Platycodon grandiflorum*[J]. *North Gard*, (04): 162-165. [赵姣姣, 刘文科, 杨其长, 2013. 氮素水平和形态对基质栽培桔梗生长及生理参数的影响[J]. 北方园艺, (04): 162-165.]
- ZHOU W, ZHOU YC, 2011. Effect on the growth of *Pinus massoniana* seedlings and root under different fertilizer treatments[J]. *J Nanjing Forest Univ (Nat Sci Edit)*, 35(3): 70-74. [周玮, 周运超, 2011. 施肥对马尾松幼苗及根系生长的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 35(3): 70-74.]

- ZHOU ZX, 2000. Masson pine in China[M]. Beijing: China Forestry Press: 14-30. [周政贤, 2000. 中国马尾松[M]. 北京: 中国林业出版社: 14-30.]
- ZOU N, QIANG XM, SHI WM, 2012. Effects of different levels of NH_4^+ on growth of tomato roots[J]. Soils, 44(5): 827-833. [邹娜, 强晓敏, 施卫明, 2012. 不同供铵水平对番茄根系生长的影响[J]. 土壤, 44(5): 827-833.]